

УДК 551.465

**Биохимический мониторинг арктических морей  
России в условиях климатических изменений***Н. М. Лапина, Н. И. Торгунова, А. И. Агатова*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»), г. Москва  
e-mail: biochem@vniro.ru

Проведён анализ количества и биохимического состава растворённого и взвешенного органического вещества (ОВ), а также скоростей трансформации ОВ в арктических морях России. Отмечена большая изменчивость концентраций ОВ и показано, что максимальные концентрации растворённого и взвешенного ОВ характерны для Белого и Карского морей, минимальные — для Восточно-Сибирского моря. Скорости окисления ОВ были максимальными в различных фронтальных зонах, образованных водами разного генезиса, а также таянием сезонного льда. Показано, что в экосистемах арктических морей, несмотря на низкие температуры, происходит интенсивное преобразование как автохтонного, так и аллохтонного ОВ, что связано с низкими энергиями активации процессов окисления и гидролитического расщепления ОВ у психрофильных гидробионтов этих вод. Основными биохимическими компонентами растворённого ОВ в арктических морях являются углеводы и липиды, а взвешенного ОВ — белок и углеводы.

**Ключевые слова:** ледовая экосистема, взвешенное и растворённое органическое вещество, биохимический состав, органический углерод, активность ферментов, продукционно-деструкционные процессы.

**ВВЕДЕНИЕ**

Происходящие в последнее десятилетие глобальные изменения климата особенно могут сказаться на экосистемах полярных областей как наиболее уязвимых для воздействия внешних факторов. В арктическом регионе наблюдающееся потепление привело к значительному сокращению площади и толщины летнего ледового покрова, уменьшению массива многолетних морских льдов [Smetsrud et al., 2008], что не могло не отразиться на состоянии и продуктивности арктических экосистем, в том числе и арктических морей России

[Hansen et al., 2003; Arrigo et al., 2008]. Так, отмеченное в последние годы в Арктике увеличение в летний период площади открытых вод и продолжительности сезона цветения фитопланктона привело к росту первичной продукции (ПП). В море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском морях ПП выросла в 2 раза, в Карском и Баренцевом морях — на 30% по сравнению с 1998–2002 гг. [Arrigo et al., 2008]. Продолжающееся летнее сокращение морского льда и связанное с ним увеличение ПП вызвало сдвиг в составе арктических сообществ в сторону более мелких форм фито-

и зоопланктона [Wassmann, Reigstad, 2011]. С ростом температуры и снижением солёности размер клеток автотрофов уменьшается, увеличивая интенсивность микробной цепи [Li et al., 2009].

С конца 1990-х гг. отмечается смещение ареалов и быстрое проникновение в арктические шельфовые моря некоторых промысловых гидробионтов. Например, из Баренцева в Карское море происходит распространение сайки и молоди черного палтуса; с востока, из Берингова моря в Чукотское море и море Бофорта, — лососей, краба-опилио. Кроме того, в Баренцевом море скопления целого ряда промысловых рыб (трески, мойвы, сельди) сместили свой ареал на север и восток [Drinkwater et al., 2011].

Из-за потепления в Арктике в настоящее время возрастает и антропогенная нагрузка на арктические экосистемы, в первую очередь это проводимая активная разведка и добыча углеводородного сырья на арктическом шельфе и увеличение транспортных потоков по Северному морскому пути. Совместное воздействие изменений климата и хозяйственной деятельности на экосистемы арктических морей может привести к необратимым последствиям, поэтому для своевременной регистрации изменений в «хрупких» арктических экосистемах и понимания процессов, формирующих и поддерживающих их функционирование, необходимо проводить регулярный мониторинг физических, химических, биологических, а также и биохимических показателей. Основой биохимического мониторинга является изучение пространственно-временных изменений количества и качественного состава органического вещества (ОВ), его основных биохимических компонентов (белков, углеводов, липидов), а также скорости преобразования ОВ. Важным показателем, характеризующим степень изменения первично синтезированного ОВ, является молярное отношение углерода, азота и фосфора в нём (C: N: P) [Redfield et al., 1963].

Исследование растворённого и взвешенного ОВ (РОВ и ВОВ соответственно), пространственной и временной изменчивости его элементного и биохимического состава даёт возможность судить, с одной стороны, об

энергетических запасах для развития гетеротрофных организмов, а с другой стороны — о тех изменениях, которые претерпевает ОВ как в процессе утилизации сообществом, так и в результате различных климатических и антропогенных воздействий на данную экосистему.

Изменение концентраций основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, а также их соотношений определяются главным образом биологической активностью автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов арктических экосистем, поэтому неотъемлемой частью биохимического мониторинга является измерение активности соответствующих ферментов катаболизма. Для оценки скорости трансформации ОВ в экосистемах арктических морей измеряли активности: окислительно-восстановительных ферментов электрон-транспортной системы (ЭТС), катализирующих окисление ОВ кислородом до простых окислов; а также гидролитических ферментов, таких как щелочная фосфатаза, катализирующая реакцию отщепления минерального фосфата от фосфорорганических соединений, и протеаза, которая катализирует расщепление белка до аминокислот.

Измерение активности ЭТС позволяет оценить скорость окисления ОВ, активности щелочной фосфатазы — скорость регенерации фосфатов, активности протеазы — скорость регенерации азота [Агатова, наст. сборник].

В основе статьи лежат результаты биохимического мониторинга арктических морей России, полученные в разные годы с разной степенью детальности. В группу арктических морей России входят шельфовые окраинные моря Северного Ледовитого океана (СЛО): Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское, и внутриматериковое море — Белое. Белое море относится к морям СЛО потому, что по условиям обитания и характеру его населения является настоящим холодным арктическим морем, даже более арктическим, чем прилегающая к нему южная часть Баренцева моря [Бергер, 2007].

Арктические моря почти целиком расположены в пределах шельфа, лишь море Лаптевых в его северной части охватывает материковый склон и подножие [Залогин, Косарев, 1999]. Гидрологический режим этих морей связан

с их высокоширотным положением, сезонными климатическими изменениями, водообменом с центральным Арктическим бассейном, с Атлантическим и Тихим океанами, стоком сибирских рек. Главными особенностями арктических морей, определяющими своеобразие их экосистем, являются низкие температуры в течение всего года, крайне неравномерный световой режим (полярная ночь и полярный день), наличие большую часть года ледяного покрова. Отличительной чертой вод арктических морей России является резко выраженный сезонный термоклин, образующийся весной в процессе таяния льдов и разрушающийся зимой в результате охлаждения поверхностных слоев воды и ветрового перемешивания [Залогин, Косарев, 1999]. Несмотря на определённую общность каждое из арктических морей имеет свои ярко выраженные особенности, формирующиеся под влиянием физико-географических факторов. Наиболее существенны различия в водообмене с соседними океанами, в величине речного стока, рельефе дна и образовании ледового покрова.

Изменения содержания ОВ в водах арктических морей определяются целым комплексом биологических, биогеохимических, физико-химических и гидрологических факторов, основными из которых являются: первичное продуцирование, интенсивность метаболизма гетеротрофных организмов, поступление ОВ с североатлантическими, тихоокеанскими и арктическими водами, с береговым и речным стоком, таяние льдов.

По характеру формирования биопродуктивности и особенностям круговорота углерода в них арктические моря России можно разделить на две группы. К первой группе относятся моря с высокой ПП (Баренцево, Чукотское), причём Баренцево море, занимая по площади около 30% всего шельфа СЛО, производит более половины общей ПП СЛО [Wassmann et al., 2010]. Основную роль в поддержании высокой ПП в этих морях играет приток океанических вод с высоким содержанием биогенных элементов, создающих фронтальные зоны. Ко второй группе относят моря с мощным материковым стоком (Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское), но низкой ПП [Sakshaug, 2004]. Эти моря значительно отли-

чаются и по ледовитости: наиболее ледовиты моря Лаптевых и Восточно-Сибирское, наименее ледовито — Баренцево море, где благодаря поступлению тёплых североатлантических вод значительная часть моря остаётся свободной ото льда даже зимой. Наличие динамичного ледового покрова — одна из важных характеристик арктических морей, и её влияние на формирование биологической структуры существенно. Поэтому при биохимическом мониторинге арктических морей исследования необходимо проводить как в толще воды, так и в ледовых структурах.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основным материалом послужили биохимические данные, полученные в ходе экспедиционных исследований на НИС «Иван Петров» в июне 1991 г., НЭС «Академик Фёдоров» в сентябре 1998 г. и августе-сентябре 2008 г., ГС «Сергей Кравков» в апреле 2003 г., НИС «Фритъоф Нансен» в августе-сентябре 2004 г., НИС «Профессор Молчанов» в июне-июле 2013 г. Следует отметить, что в Белом море биохимические исследования были выполнены в разные сезоны.

Отбор проб воды для биохимических анализов проводили 5-литровыми пластиковыми батометрами Нискина зондирующего комплекса Нейл-Браун. Воду из батометров сливали в полиэтиленовые канистры и сразу же ставили на фильтрацию. Керны льда выпиливали ручным кольцевым ледобуром и автоматической циркулярной пилой. Воду из лунок после взятия керна отчерпывали полиэтиленовой кружкой в полиэтиленовые канистры. Эти воды и талые воды из снега и льда также сразу же ставили на фильтрацию. Взвесь из воды, предварительно пропущенной через газ (60 мМ) для удаления мезопланктона, собирали на прокалённые (при 450 °С в течение 4–5 часов) стекловолкнистые фильтры GF/F, а в полученном фильтрате определяли концентрацию растворённого органического углерода ( $C_{орг}$ ), а также основные биохимические компоненты РОВ — белки, углеводы и липиды. Из собранной взвеси вместе с фильтром готовили гомогенаты (суспензии взвеси) в ручном стеклянном гомогенизаторе. Затем в полученных гомогенатах определяли концентрации

основных биохимических компонентов ВОВ и взвешенный  $C_{\text{орг}}$ . Концентрацию растворённого  $C_{\text{орг}}$  определяли методом высокотемпературного ( $680\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) каталитического сжигания на анализаторах ТОС-5000 и ТОС-V<sub>СРН</sub> фирмы «Shimudzu» (Япония). Концентрация взвешенного  $C_{\text{орг}}$  определялась методом высокотемпературного ( $930\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) каталитического сжигания на анализаторе ТОС-5000 фирмы «Shimudzu». Концентрации растворённого и взвешенного  $C_{\text{орг}}$  являются репрезентативными показателями содержания РОВ и ВОВ соответственно. Коэффициент пересчёта  $C_{\text{орг}}$  в ОВ принимали равным 2.

Для определения активности ферментов (после отбора аликвот из суспензии взвеси на анализ соответствующих биохимических компонентов) к суспензии добавляли 0,1 М глициновый буфер (рН 8,3) с тритоном X-100 (до конечной концентрации его в растворе 0,03 объём.%) для более полного высвобождения внутриклеточных ферментов. Измерения скоростей реакций, катализируемых соответствующими ферментами, проводили при температурах, приближенных к значениям температур *in situ*.

Методы определения растворённого и взвешенного  $C_{\text{орг}}$ , основных биохимических компонентов ОВ (углеводы, белок, липиды) в растворе и во взвеси, а также методы измерения активностей ферментов ЭТС, щелочной фосфатазы и протеазы подробно описаны в Руководстве по современным биохимическим методам исследования водных экосистем, перспективных для промысла и марикультуры [2004].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Концентрации растворённого и взвешенного ОВ в арктических морях России колебались в очень широких пределах (табл. 1). Минимальные концентрации ОВ отмечены для самых ледовитых морей — моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря, где средние величины концентраций растворённого  $C_{\text{орг}}$  составляли 2,17 и 1,80 мг/л, взвешенного  $C_{\text{орг}}$  — 0,052 и 0,070 мг/л соответственно. Самые высокие концентрации растворённого  $C_{\text{орг}}$  (до 22,7 мг/л) были получены в Двинском заливе и связаны с поступлением сюда вод р. Северной Двины [Агатова и др., 2012].

Наибольшая изменчивость в пространственном распределении ОВ отмечена в морях с мощной адвекцией речного стока — в Белом, Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском морях. Причём распределение концентраций ОВ в этих морях характеризуется общими для всех чертами. Их концентрации падают от прибрежных областей устьев рек (маргинальных фильтров) по направлению к глубоководному Арктическому бассейну.

Ввиду того, что воды Северной Двины содержат очень высокие концентрации ОВ, для Белого моря отмечен самый большой диапазон изменений концентраций растворённого и взвешенного  $C_{\text{орг}}$  (табл. 1). В отличие от Белого моря в водах других арктических морей концентрации  $C_{\text{орг}}$  изменяются в более узких пределах (табл. 1), но предельно высокие концентрации растворённого  $C_{\text{орг}}$ , как правило, были характерны для зон, прилегающих к устьям крупных сибирских рек. Так, в Карском море в районе впадения р. Енисей концентрация растворённого  $C_{\text{орг}}$  составляла 9,43 мг/л. Ранее такая же закономерность наблюдалась и в море Лаптевых в районе впадения р. Лены, где концентрация растворённого  $C_{\text{орг}}$  составляла около 8 мг/л [Романкевич, Ветров, 2001]. Важно отметить, что речные воды могут проследиваться на значительном удалении от устьев рек. Например, по нашим данным, трансформированные ленские воды были зафиксированы в северной части моря Лаптевых (к северо-западу от Новосибирских островов), где концентрация растворённого  $C_{\text{орг}}$  в поверхностном слое превышала 4,5 мг/л.

Мощный сток в Карское море р. Обь и р. Енисей значительно повысил значения средних концентраций ОВ в его водах. В шельфовых водах это нарушает ту закономерность распределения ОВ, которая была выявлена для вод СЛО севернее  $80^{\circ}$  с.ш., а именно — значительное превышение концентраций ОВ в западном секторе Российской Арктики над восточным [Агатова и др., 2011].

Образование биогидрохимических барьеров в зонах смешения речных и морских вод играет важную роль не только в пространственном распределении ОВ, но и в соотношениях его растворённой и взвешенной составляющих. В маргинальном фильтре происходят процессы

Таблица 1. Элементарный и биохимический состав ОВ в водах арктических морей России

Показатель	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море
$C_{орг}$ раст., мг/л	<b>4,91*</b> 1,12–22,7**	<b>2,42</b> 0,90–4,06	<b>3,28</b> 1,15–9,43	<b>2,17</b> 1,12–4,59	<b>1,80</b> 1,12–4,08	<b>2,46</b> 1,86–3,36
$C_{орг}$ взв., мг/л	<b>0,309</b> 0,031–1,726	<b>0,076</b> 0,037–0,182	<b>0,325</b> 0,030–1,791	<b>0,052</b> 0,022–0,113	<b>0,070</b> 0,034–0,151	<b>0,080</b> 0,049–0,121
% ВОВ от ОВ	<b>4,5</b> 1,0–7,6	<b>3,0</b> 1,1–5,8	<b>5,0</b> 0,9–11,7	<b>2,3</b> 0,7–4,2	<b>4,1</b> 1,38–9,6	<b>3,3</b> 1,7–6,1
$N_{орг}$ $\mu$ М	<b>34,5</b> 18,7–76,3	<b>19,4</b> 13,7–27,2	<b>17,5</b> 4,7–58,8	<b>10,6</b> 4,4–22,3	<b>11,1</b> 5,2–17,6	<b>20,8</b> 14,5–30,2
$P_{орг}$ $\mu$ М	<b>0,88</b> 0,41–1,48	<b>0,39</b> 0,17–0,82	<b>0,75</b> 0,13–2,13	<b>0,61</b> 0,15–1,53	<b>0,50</b> 0,16–0,80	<b>0,41</b> 0,23–0,67
Белки раст., мг/л	<b>0,121</b> 0,020–0,350	<b>0,112</b> 0,034–0,400	<b>0,053</b> 0,023–0,086	<b>0,058</b> 0,020–0,291	<b>0,055</b> 0,031–0,072	<b>0,064</b> 0,034–0,086
Углеводы раст., мг/л	<b>4,42</b> 1,35–6,50	<b>2,16</b> 0,84–4,35	<b>1,55</b> 0,32–3,98	<b>1,45</b> 0,34–2,24	<b>1,38</b> 0,34–2,81	<b>0,61</b> 0,34–1,15
Липиды раст., мг/л	<b>0,78</b> 0,13–2,14	<b>1,29</b> 0,80–2,18	<b>1,26</b> 0,46–2,92	<b>0,72</b> 0,31–2,34	<b>0,60</b> 0,22–1,49	<b>0,91</b> 0,29–1,81
Белки взв., мг/л	<b>0,140</b> 0,022–1,211	<b>0,050</b> 0,022–0,121	<b>0,239</b> 0,021–0,800	<b>0,040</b> 0,012–0,093	<b>0,052</b> 0,014–0,140	<b>0,087</b> 0,048–0,137
Углеводы взв., мг/л	<b>0,096</b> 0,016–0,718	<b>0,023</b> 0,011–0,057	<b>0,319</b> 0,017–1,168	<b>0,023</b> 0,006–0,058	<b>0,039</b> 0,010–0,069	<b>0,023</b> 0,011–0,044
Липиды взв., мг/л	<b>0,031</b> 0,010–0,216	<b>0,037</b> 0,017–0,087	<b>0,036</b> 0,005–0,155	<b>0,009</b> 0,002–0,021	<b>0,011</b> 0,004–0,027	<b>0,006</b> 0,004–0,008
$C_{орг}/N_{орг}$	<b>21,3</b> 7,9–51,9	<b>10,9</b> 8,1–13,9	<b>11,3</b> 4,1–28,7	<b>21,8</b> 11,8–36,7	<b>15,2</b> 9,1–42,6	<b>10,5</b> 7,8–13,4
$C_{орг}/P_{орг}$	<b>555</b> 268–1089	<b>658</b> 465–968	<b>355</b> 87–889	<b>373</b> 149–928	<b>355</b> 188–893	<b>563</b> 350–731

Примечание. \* — средняя концентрация; \*\* — пределы изменений концентраций.



сорбции, коагуляции, флокуляции, биоассимиляции, биофильтрации, и осаждаются около 90% ВОВ и 20–40% РОВ [Лисицын, 1994]. Например, в Белом море по мере продвижения от устья р. Северная Двина и р. Онега к Двинскому и Онежскому заливам соответственно, вначале происходит резкое снижение концентрации  $C_{орг}$  при переходе от пресных вод к слабосоленым, а затем более плавное уменьшение концентрации ВОВ по мере распространения речных вод по заливам и увеличения солёности в пределах 5–24,7‰ [Агатова и др., 2012]. Это характерно для всех зон смешения речных и морских вод и вызывается увеличением ионной силы раствора, что приводит к флокуляции, укрупнению и осаждению частиц [Лисицын, 1994]. Такое изменение концентрации ВОВ в арктических морях сильнее всего проявляется весной и летом, когда содержание ОВ во взвеси от устья к морю падает более чем в 4–10 раз, осенью и зимой эти изменения незначительны [Романкевич, Ветров, 2001]. Районы впадения рек, которые приносят большое количество взвешенного ОВ, существенно отличаются от открытого моря — численность и биомасса бактерий здесь в среднем на порядок выше [Мицкевич, Намсараев, 1994].

Интересно отметить, что полученные ранее данные по распределению валового ОВ и его основных биохимических компонентов, как по всему Белому морю, так и в его глубоководной части, показали, что богатый биоценоз здесь приспособился к поступлению большого количества ОВ со стоком рек. Было установлено, что в экосистеме Белого моря очень интенсивны процессы биохимического преобразования как автохтонного, так и аллохтонного ОВ не только в толще воды, но и в осадках. Причём в эти процессы активно включены все формы ОВ — от растворённого до ОВ осадков [Агатова и др., 2012].

Содержание растворённого  $C_{орг}$  в Баренцевом и Чукотском морях, где материковый сток невелик, изменяется в более узких пределах (табл. 1). По результатам наших исследований в Баренцевом море концентрации растворённого  $C_{орг}$  колеблются от 0,9 до 4,06 мг/л, а в Чукотском море — от 1,86 до 3,36 мг/л. В Баренцевом море наибольшие концентрации растворённого  $C_{орг}$  были обнаружены в зоне

интенсивного первичного продуцирования, во фронтальных зонах смешения атлантических и арктических вод и в подлёдной воде [Агатова и др., 2007]. В Чукотском море максимальные концентрации растворённого  $C_{орг}$  приурочены были к фронтальным зонам смешения арктических и тихоокеанских вод и зонам таяния льдов. Первые сведения о концентрации растворённого  $C_{орг}$  в пелагической части Чукотского моря были получены в 1993 г., она составляла 1,5–3,0 мг/л [Walsh, 1995], т.е. изменялась в тех же пределах, что и измеренная нами в 2008 г.

Содержание взвешенного  $C_{орг}$  относительно растворённого в общем пуле ОВ в водах арктических морей невысокое и в среднем составляет 2,3–5% (табл. 1). Особенностью шельфовых арктических морей является то, что максимальный вклад взвешенного  $C_{орг}$  в общий пул ОВ был характерен не только для фотического, но и для придонного слоя. Например, в Карском море в прибрежной части моря у дна содержание взвешенного ОВ в общем пуле составляло 11,7%, а в Чукотском море у дна — 9,6%, и связано это с разным генезисом придонных вод.

Увеличение концентраций и взвешенного, и растворённого  $C_{орг}$  в придонных водах также может указывать на интенсивный обмен «вода — дно» и на скопление здесь микрогетеротрофов, что проявляется и в повышении концентраций как растворённого, так и взвешенного белка. Интенсивный обмен «вода — дно» может отражаться на биохимическом составе ОВ придонных слоев воды, в зависимости от интенсивности биогеохимических процессов в осадках.

Наличие в водах арктических морей ОВ разнообразного происхождения (от терригенного до ледового) определяет большое разнообразие его элементного состава. Молярное отношение  $C/N$  может быть использовано как индикатор (трассер) происхождения РОВ [Anderson, 2002]. Для ОВ, синтезированного морским и ледовым фитопланктоном, величина молярного соотношения  $C_{орг}/N_{орг}$  изменяется от 10 до 20, тогда как для ОВ речного происхождения эта величина, как правило, превышает значение 20 и даже может достигать значения 60 [Amon, 2004]. По данным [Lobbess

et al., 2000] средняя величина молярных отношений  $C/N$  для вод некоторых крупных сибирских рек составляла  $47 \pm 10$ . По нашим данным в водах морей с мощной адвекцией речного стока эти величины изменяются в широких пределах (табл. 1) от 7 до 52, в морях с незначительным материковым стоком (Баренцевом и Чукотском) величины молярного соотношения не превышают 14, а в среднем составляют 10,5–10,9, что не намного выше величин классического отношения Редфелда для планктона [Redfield et al., 1963]. Интересно отметить, что во льду и в подлёдной воде величины этих отношений также близки к отношению Редфелда, что подтверждает автохтонное происхождение ОВ здесь [Лапина и др., 2011].

Большое разнообразие элементного состава ОВ в водах арктических морей проявляется не только в больших колебаниях величин молярного отношения  $C/N$ , но и в широких пределах значений молярного отношения  $C/P$  (табл. 1). Как правило, максимальная концентрация  $P_{орг}$  в фотическом слое определяет здесь и минимальную величину  $C/P$ , которая увеличивается с увеличением глубины.

Исследования пространственно-временной изменчивости концентраций РОВ и ВОВ и их биохимических компонентов в арктических морях показали большую неоднородность их распределения не только по горизонтали, но и по вертикали с промежуточными максимумами и минимумами (рис. 1, 2). В Белом море максимальные концентрации ОВ были

отмечены в фотическом слое, причём во все сезоны наблюдается подповерхностный максимум  $C_{орг}$ , глубина залегания которого зависит от глубины залегания основной массы фитопланктона, а величина — от интенсивности его продуцирования [Агатова и др., 2012]. Во время летнего цветения фитопланктона в некоторых районах глубоководной части арктических морей наблюдалось образование максимума РОВ и его биохимических компонентов в области скачка плотности (30–40 м) (рис. 1, 2). Это могло быть связано с концентрированием здесь метаболитов фитопланктона и скоплением бактериопланктона, мельчайшие клетки которого в значительном количестве могут проходить через фильтры GF/F [Koike et al., 1990].

В Баренцевом море распространение трансформированных вод атлантического происхождения чётко выделяется не только по увеличению концентраций растворённого  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$ , но и по увеличению концентраций растворённых углеводов, липидов и белков, что указывает на увеличение биомассы пикопланктона в этих водах [Агатова и др., 2007]. Вертикальное распределение растворённых углеводов сильно различается в северной части Баренцева моря, что определяется степенью влияния арктических водных масс, трансформированных атлантических вод, берегового стока и интенсивностью обмена «вода — дно». Минимальные концентрации (0,21–0,95 мг/л) несут арктические водные массы, которые распространяются до скачка плотности.

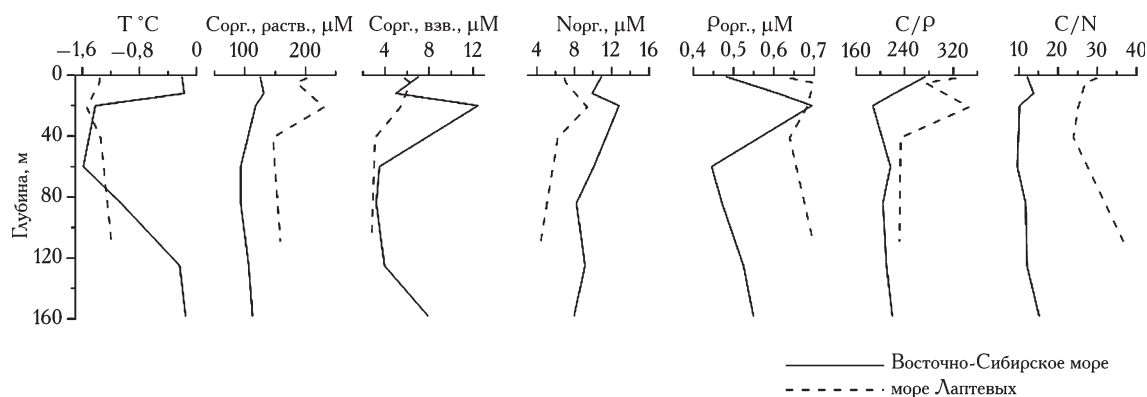
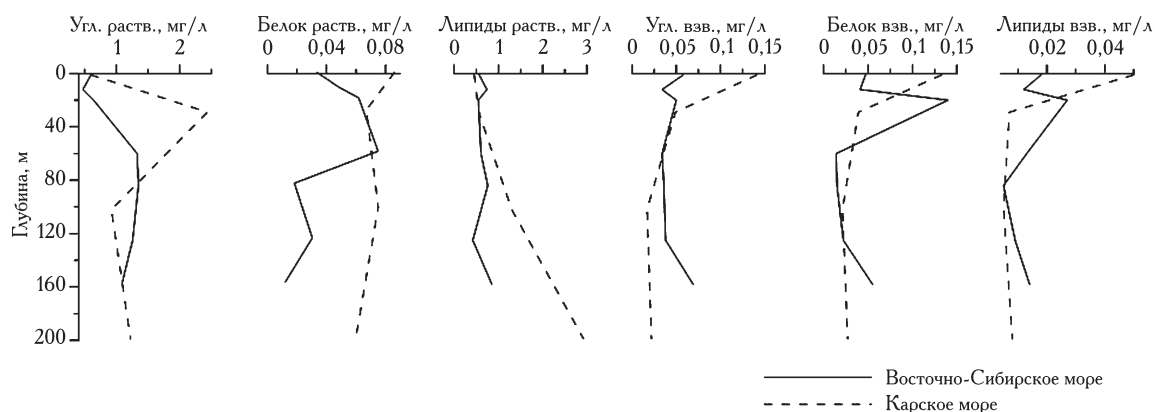


Рис. 1. Вертикальное распределение биогидрохимических показателей в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море в августе 2008 г.



**Рис. 2.** Вертикальное распределение основных биохимических компонентов ОВ в Карском и Восточно-Сибирском морях в августе 2008 г.

В отличие от южных морей и других вод Мирового океана, где основной вклад в растворённое ОВ вносят углеводы [Benner et al., 1992], основными биохимическими компонентами растворённого ОВ в арктических морях (за исключением Белого моря) являются углеводы и липиды, причём в Чукотском море концентрация растворённых липидов в среднем даже выше концентрации растворённых углеводов (табл. 1). Такую концентрацию липидов можно объяснить тем, что в высоких широтах все макро- и микроорганизмы обогащены жирами [Zsolnay, 1977], и в результате жизнедеятельности этих гидробионтов значительное количество липидов выделяется в воду, где долгое время может сохраняться благодаря их устойчивости к разложению.

Пространственное распределение основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, как правило, аналогично пространственному распределению растворённого и взвешенного  $C_{орг}$ , однако распределение индивидуальных биохимических веществ в большей степени зависит от интенсивности тех или иных биологических процессов.

Весеннее цветение фитопланктона в арктических морях играет ключевую роль в функционировании как планктонного, так и бентосного сообществ, часть образованной ПП выедается зоопланктоном (включается в планктонную пищевую цепь), другая часть в виде взвешенного ОВ оседает на дно (включается в бентосную пищевую цепь). Весенняя вегетация фитопланктона начинается сразу же

после появления свободных ото льда водных пространств в южных районах арктических морей и постепенно продвигается на север по мере освобождения моря от ледового покрова. Большой вклад в продукцию ОВ вносят также ледовая и подлёдная флора, развитие которой начинается задолго до освобождения морей ото льда. В сукцессионной системе микроводорослей различают цветение криофильной флоры, прикромочное ранневесеннее цветение и поздневесеннее цветение [Дружков, Макаревич, 1996]. Вклад подлёдной и ледовой микрофлоры в общую продукцию микроводорослей особенно существенен для самых ледовитых морей — моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря, которые полностью покрыты льдом в течение 9 месяцев. И хотя для этих морей характерны самые низкие величины ПП [Sakshaug, 2004], наибольшее влияние потепление оказало именно на них. Эти моря являются основными районами образования однолетнего льда в СЛО и одними из главных источников его поступления в систему трансарктического дрейфа, за что их называют «фабриками льда». Причём около 70% речного стока, поступающего в море Лаптевых, выносится в виде льдов в Арктический бассейн [Лисицын, 2009].

Лёд арктических морей — особая экосистема. Толща морского льда заселена сообществом бактерий, простейших, фито- и зоопланктона. Диатомовые, заключённые во льду, при его таянии обеспечивают первоначальное цветение вокруг льдин. Ледовые водоросли слу-



жат источником пищи для гетеротрофов и являются основой ледовой экосистемы. Высокое содержание ВОВ во льду и его переход в воду при таянии оказывает большое влияние на всю арктическую экосистему [Лапина и др., 2011]. В течение лета происходит постепенное смещение фронта льдов на север, сопровождаемое резкой активизацией жизни и биогеохимических процессов в зоне ледового фронта.

Возникновение пояса повышенных продукций (500–700 мг С/м<sup>2</sup>·сут.) по кромке таяния однолетних льдов — так называемой зоны MIZ (Marginal Ice Zone) [Smith, 1987] — одна из важных особенностей арктических морей. Эта зона возникает при появлении первых разводий в южных частях арктических морей и дальше перемещается по мере таяния однолетних льдов вместе с их кромкой к северу до границы паковых льдов, которая в первом приближении совпадает с границей континентального склона СЛО — это область, аномально богатая жизнью [Лисицын, 2009]. Осенью начинается обратное движение этого фронта на юг и фронт таяния сменяется на фронт замерзания. В морях, покрывающихся льдом, развитие фитопланктона имеет импульсный характер [Berger, Wefer, 1990]. Развитие водорослей наиболее интенсивно идёт у кромки таяния льда, это происходит благодаря поступлению в фотический слой талых вод, обогащённых биогенными элементами, увеличению освещённости и другим пограничным эффектам.

Результаты наших биохимических исследований ледовых структур в районе, пограничном с морем Лаптевых (координаты 80°06' с.ш., 141°16' в.д.), выполненных в августе 2008 г., выявили высокое содержание ВОВ и его основных биохимических компонентов во льду, превышающих средние величины концентраций ВОВ в воде моря Лаптевых в 3–5 раз [Лапина и др., 2011]. А наши исследования в высоких широтах Баренцева моря (в районах, покрытых льдом) показали, что интенсивность продукционно-деструкционных процессов в толще льда была сопоставима с их интенсивностью в водах открытых районов. На границе раздела фаз «лёд — вода» происходит скопление как микрофитопланктона, так и мельчайших форм гетеротрофного планкто-

на, что нашло отражение в повышенных концентрациях здесь растворённых и взвешенных углеводов и белка [Агатова, Лапина, 2001]. Для ледовых кернов характерно возрастание концентраций ОВ от верхней части к нижней, при этом подлёдная вода содержит в 1,5–2 раза больше  $C_{орг}$ ,  $N_{орг}$  и  $P_{орг}$  [Лапина и др., 2011]. Однако, в отличие от окраинных шельфовых морей, в Белом море подлёдная вода содержала в 1,5–2 раза меньше ОВ, чем лёд, т.е. таяние льдов весной здесь не обогащает беломорские воды ОВ [Агатова и др., 2012].

Значительная часть созданного автотрофами растворённого ОВ усваивается бактериями и только потом, через гетеротрофных жгутиконосцев и инфузорий, включается в классическую пищевую цепь, образуя таким образом микробную «петлю» [Azam, 1998]. Микробное сообщество, ключевой компонент которого представлен бактериями и простейшими (гетеротрофные флагаеллы и цилиаты), выполняет функцию промежуточной ступени в трансформации вещества от автотрофных организмов к зоопланктону [Kaiser, Benner, 2008]. В Баренцевом море было отмечено, что за последнее десятилетие пелагические сообщества гетеротрофов потребляют приблизительно в 2 раза больше ОВ, чем его продуцируют автотрофы [Reigstad et al., 2011]. Большое значение в регулировании такого дисбаланса между продукцией ОВ и его потреблением играет именно микробная петля, в которой бактерии перерабатывают РОВ и возвращают  $C_{орг}$  в основную трофическую цепь в экосистеме Баренцева моря. Так, в северной части моря, где ледовые экосистемы вносят значительный вклад в общий пул  $C_{орг}$  и играют большую роль в процессах преобразования ОВ, при средней ПП около 1000 мг  $C_{орг}$ /м<sup>2</sup> сут. средняя бактериальная продукция составляет 430 мг  $C_{орг}$ /м<sup>2</sup> сут. [Wassmann et al., 2008].

Измеренные концентрации белка, особенно во взвеси, дают представление о количестве гетеротрофных микроорганизмов, которые являются основными трансформаторами как автохтонного, так и аллохтонного ОВ [Cho, Azam, 1990].

Основными компонентами взвешенного ОВ в арктических морях являются белки

и углеводы, соотношение которых зависит от преобладания гетеротрофных либо автотрофных организмов в популяции арктического микропланктона (автотрофный планктон содержит больше углеводов). Минимальные концентрации всех биохимических компонентов ВОВ зафиксированы в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море, максимальные концентрации этих же компонентов — в Белом и Карском морях. Характерной особенностью вод северной части Баренцева моря явилось значительное количество пикопланктона, которое, как правило, в 2–5 раз превышало количество микропланктона, как в фотическом слое, так и в глубинных слоях, концентрации пикопланктона колебались в широких пределах — 0,22–2,60 г/м<sup>3</sup> [Агатова и др., 2007].

Соотношение биохимических компонентов в РОВ и ВОВ может значительно изменяться в зависимости от сезона и от интенсивности продукционных и деструкционных процессов, а также от состава ОВ, приносимого со стоком рек. Например, в Белом море летом увеличиваются по всему столбу концентрации как растворенных, так и взвешенных углеводов — первичных продуктов фотосинтеза, а осенью их концентрации уменьшаются, причём в фотическом слое взвешенные углеводы уменьшаются в 5 раз, а растворённые — в 2 раза [Агатова и др., 2012]. Следует отметить, что межсезонная изменчивость количества и качества РОВ в водах Белого моря гораздо выше, чем межгодовая. Например, концентрации

растворённого  $C_{\text{орг}}$  в воде зимой, особенно в фотическом слое, в 1,5–3 раза ниже весенних и летних концентраций, средние значения которых заметно уменьшаются от весны к осени (табл. 2).

Наши данные по изменению концентраций РОВ и его элементного состава более, чем за 20 лет (1991–2013 гг.) показали, что потепление в Арктике, начавшееся в 90-х годах прошлого столетия, практически не повлияло на продуктивность вод Белого моря. К такому же выводу приходят и Н. М. Перцова с К. Н. Кособоковой на основании результатов исследований многолетних межгодовых и сезонных изменений численности и биомассы копеподы *Calanus glacialis* в Белом море с 1960 по 2007 гг. [Перцова, Кособокова, 2010].

Центральное положение среди вторичных продуцентов в транспорте и трансформации первично продуцированного ОВ занимают микрогетеротрофы, которые в водном сообществе связаны с фракцией взвеси. Помимо этого, на частичках взвеси могут адсорбироваться растворённые белки-ферменты и создаваться каталитические агрегаты, участвующие в преобразовании ОВ и регенерации биогенных элементов [Агатова, наст. сборник].

Величины общей активности исследованных ферментов зависят от количества данного фермента в популяции микропланктона и от его удельной активности, поэтому изменение этих величин в морской экосистеме происходит за

**Таблица 2.** Средние значения и пределы изменения концентраций  $C_{\text{орг}}$ ,  $N_{\text{орг}}$  и  $P_{\text{орг}}$  и их соотношений в фотическом слое глубоководной части Белого моря в разные сезоны

Показатель	Зима (2003 г.)	Весна (2002 г.)	Лето (2001 г.)	Лето (2013 г.)	Осень (2001 г.)
$C_{\text{орг}}$ , мг/л	3,2* 2,7–4,8**	5,2 4,1–8,7	4,3 3,3–7,9	4,5 3,7–10,0	3,8 3,2–5,6
$N_{\text{орг}}$ , мкМ	15,1 4,9–26,6	49,4 21,1–70,5	16,0 9,6–29,6	18,0 9,0–49,0	24,1 19,6–31,2
$P_{\text{орг}}$ , мкМ	0,68 0,06–0,96	0,78 0,46–1,19	0,89 0,33–2,87	0,67 0,20–0,92	0,84 0,66–1,28
C/N	20 8–55	9 6–12	22 20–24	24 16–32	14 10–19
C/P	669 260–2661	804 375–1152	376 296–445	751 390–2101	484 268–635

Примечание. \* — средняя концентрация; \*\* — пределы изменения концентраций.

счёт изменения как биомассы микропланктона, так и собственно активности ферментов.

Активность ферментов ЭТС характеризует дыхательную активность гетеротрофов, которая в экосистемах арктических морей России подвержена значительным колебаниям (табл. 3). Большие различия в значениях как общей, так и удельной активности ЭТС указывают на большое разнообразие в популяциях микропланктона, заселяющих арктические экосистемы, что связано с влиянием вод разного генезиса, речного стока и ледовых структур. Не обязательно низким общим активностям соответствуют низкие удельные активности. Это связано с наличием в популяции микропланктона организмов, способных к окислению ОВ через ЭТС. Высокая общая активность окислительно-восстановительных процессов в зоне смешения пресных и морских вод подтверждает быстрое усвоение аллохтонного ОВ в прибрежной зоне арктических морей. Интересно отметить, что средние величины и общих, и удельных активностей ЭТС были незначительно выше в море Лаптевых и Восточно-Сибирском морях, что может быть связано с большим разнообразием в популяциях микропланктона — от ледового до речного и морского происхождения. На примере Бело-

го моря было установлено, что процессы биохимического преобразования как автохтонного, так и аллохтонного ОВ интенсивны не только в толще воды, но и в осадках, причём в эти процессы активно включены все формы ОВ от истинно растворённого до твёрдого ОВ осадков [Агатова и др., 2012].

Создание биогидрохимического барьера при смешении речных и морских вод в арктических морях оказывает влияние на увеличение в зоне фронта активности ферментов ЭТС и щелочной фосфатазы, по-видимому, за счёт перехода водорослей на гетеротрофное питание.

Следует отметить, что ледовая обстановка в несколько раз интенсифицирует и окислительно-восстановительные процессы, что особенно хорошо выявляется при сравнении активности ферментов ЭТС во льду, в воде подо льдом и в открытой воде [Лапина и др., 2011]. Так, общая активность ЭТС во льду в 2–15 раз выше, чем в воде, тогда как удельная активность ЭТС здесь увеличивается всего в 1,5–2 раза. В подлёдной же воде при практически неизменной удельной активности общая активность ЭТС увеличивается почти на порядок. Это значит, что интенсификация окислительно-восстановительных процессов

Таблица 3. Активность ферментов в арктических морях России

Моря	Активность ферментов ЭТС		Активность щелочной фосфатазы		Активность протеазы	
	Общая, мкл О <sub>2</sub> / (л·ч)	Удельная, мкл О <sub>2</sub> / (ч·мг белка)	Общая, мМ Р/ (л·ч)	Удельная, мМ Р/ (ч·мг-белка)	Общая, мг азоказ (л·ч)	Удельная, мг азоказ./ (ч·мг белка)
Белое	<b>2,70*</b>	29,70	0,015	0,126	0,233	2,66
	0,37–25,37**	5,02–168,0	0,002–0,120	0,018–0,458	0,000–1,99	0,00–11,0
Баренцево	2,62	23,37	0,012	0,574	–	–
	0,20–9,37	11,04–159,10	0,001–0,076	0,015–0,971	–	–
Карское	3,23	20,1	0,014	0,170	–	–
	0,11–13,51	2,2–54,1	0,000–0,038	0,000–0,426	–	–
Лаптевых	4,12	128,1	0,005	0,124	0,028	0,71
	0,52–8,96	14,4–407,7	0,000–0,050	0,000–0,909	0,000–0,094	0,00–1,98
Восточно-Сибирское	4,34	107,4	0,009	0,114	0,264	7,67
	0,53–8,14	15,1–269,6	0,000–0,037	0,000–0,558	0,000–1,904	0,00–60,8
Чукотское	2,19	28,0	0,014	0,177	0,134	1,68
	0,64–4,54	8,39–47,28	0,000–0,033	0,000–0,266	0,040–0,173	0,83–3,11

Примечание. \* — среднее значение; \*\* — пределы изменений.

во льду и в подлёдной воде на границе раздела фаз происходит в основном за счёт увеличения количества микрогетеротрофов. Эти данные указывают на значительную роль ледовых экосистем в процессах преобразования ОВ в арктических экосистемах.

В арктических морях развитие фитопланктона имеет импульсный характер, что сказывается и на характере потоков ВОВ на дно. Всплеск развития водорослей и потока  $C_{\text{орг}}$  приходится здесь на весенне-летний период, а максимум седиментационных потоков сдвинут относительно пика развития фитопланктона в результате запаздывания развития зоопланктона [Виноградов, Шушкина, 2001].

Определение скорости потребления кислорода и окисления ОВ исходя из активности ферментов ЭТС даёт возможность рассчитать величину вертикальных потоков  $C_{\text{орг}}$  из фотического слоя ко дну [Packard, Codispoti, 2007].

Величины потоков  $C_{\text{орг}}$  в арктических морях изменяются в очень широком диапазоне (от 0,15 до 1200 мг С/м<sup>2</sup>сут). Наиболее высокие значения наблюдались во время максимума цветения фитопланктона в центральной части Баренцева моря в районе полярного фронта. Обычно же величины потоков взвешенного  $C_{\text{орг}}$  в летние месяцы составляют несколько десятков мг С/м<sup>2</sup>сут для центральной и несколько мг С/м<sup>2</sup>сут для северной части Баренцева моря и Карского моря. Интересно, что в местах круглогодичного ледяного покрова существует слабая седиментация ВОВ, интенсивность которой зависит от сезона.

Для вертикального потока микроводорослей отмечена ярко выраженная сезонная изменчивость. В период максимальной солнечной радиации (июль-сентябрь) этот поток в несколько сот раз превышает величину потока в другие сезоны. Активное развитие подлёдных водорослей приводит к увеличению потока не только ВОВ, но и РОВ, которое только на 20% потребляется микрогетеротрофами, что указывает на незначительную роль в круговороте РОВ криомикроорганизмов [Stein, 2008]. С другой стороны, было показано, что значительная часть РОВ здесь образуется за счёт выедания фитопланктона и детрита [Thomas, 2010]. В самых ледовитых арктических морях (Лаптева и Восточно-Сибирском)

основным источником ОВ, осаждающегося из поверхностных горизонтов в водную толщу, является криофильная флора.

В Белом море значительные колебания скоростей окисления ОВ обусловили и значительные колебания величин вертикального потока углерода из фотического слоя. В глубоководных районах моря эти значения колебались в пределах 200–600 г  $C_{\text{орг}}$ /м<sup>2</sup> год и были близки к значениям величин вертикальных потоков углерода для вод Арктического бассейна [Агатова и др., 2012]. В то же время по оценкам, полученным другими методами, в мае-августе 2002 г. в Чукотском море, включая Канадскую котловину, величина потока изменялась от 44 до 280 г С/м<sup>2</sup> год [Mathis et al., 2007].

Оценка общего суммарного потока ОВ в морях российской Арктики, сделанная Е. А. Романкевичем и А. А. Ветровым [2001], показала, что из фотического слоя дна достигает от 28 до 60% ОВ фитопланктона и ледовой флоры. Столь большой поток обусловлен комплексом условий, характерных для этих морей. Определяющими являются: мелководность, большой сток терригенного вещества и короткие трофические цепи. Важно отметить, что большая часть поступившего на дно  $C_{\text{орг}}$  (до 89%) минерализуется на поверхности осадка или потребляется бентосом.

Активность гидролитических ферментов влияет на интенсивность и продолжительность фотосинтеза в сообществе, обеспечивая фитопланктон минеральными формами азота и фосфора.

Характерной особенностью арктических морей является то, что скорости первичного продуцирования ОВ в них, как правило, не лимитированы фосфором (концентрация минерального фосфора составляет в среднем около 0,5–1,3 мМ). Поскольку именно недостаток минерального фосфата в водной среде индуцирует фермент щелочную фосфатазу в клетках фито- и бактериопланктона [Aarson, Patni, 1976; Rysgaard et al., 1999], то и активность щелочной фосфатазы в большинстве арктических морей из-за избытка фосфатов здесь редко значимо превышала нулевые значения (табл. 3). Исключением является Белое море, где летом, во время интенсивного первичного продуцирования, когда запас минерального



фосфора уже практически выбран, наблюдается высокая скорость регенерации фосфатов. Концентрация фосфатов  $< 0,3 \mu\text{M}$  в Белом море является пороговой, ниже которой возникает обратная корреляция между активностью фосфатазы и содержанием минерального фосфора. В этих условиях до 60% продукции как фитопланктона, так и бактериопланктона в Белом море может создаваться за счёт рециклинга фосфатов [Агатова и др., 2012].

Но всё же основным лимитирующим элементом первичной продукции в арктических морях является не фосфор, а минеральный азот, и от скорости его регенерации зависит уровень первичной продукции в этих морях. Запасы нитратов здесь уже в течение лета часто исчерпываются до аналитического нуля [Codispoti et al., 2005]. В конце лета подавляющая часть биогенных элементов находится в составе их органических соединений (более 50% от валового содержания фосфора и более 80% от валового содержания азота).

Ключевую роль в регенерации минерального азота из азотсодержащих ОВ в морских экосистемах играют различного рода протеазы, которые способствуют быстрому расщеплению сложных белков и полипептидов до простых олигопептидов и аминокислот [Obayashi, Suzuki, 2005]. Протеолитическая активность в арктических морях изменялась в очень широких пределах (табл. 3). Пределы значений для общей активности протеазы составляли  $0,00\text{--}0,264 \text{ мг азоказ./л}\cdot\text{ч}$ , а для удельной активности протеазы —  $0,00\text{--}7,67 \text{ мг азоказ./ч}\cdot\text{мг белка}$ . Как правило, максимальные значения общей активности протеазы характерны для фотического слоя при минимальных значениях её удельных активностей. Это значит, что в популяции микропланктона фотического слоя велика доля микроорганизмов, обладающих протеолитической активностью. Выработка как экзо-, так и эндопротеаз в экосистемах арктических морей может регулироваться концентрацией нитратов в воде, на что указывал высокий отрицательный коэффициент корреляции между общей активностью протеазы и концентрацией нитратного азота [Агатова и др., 2011].

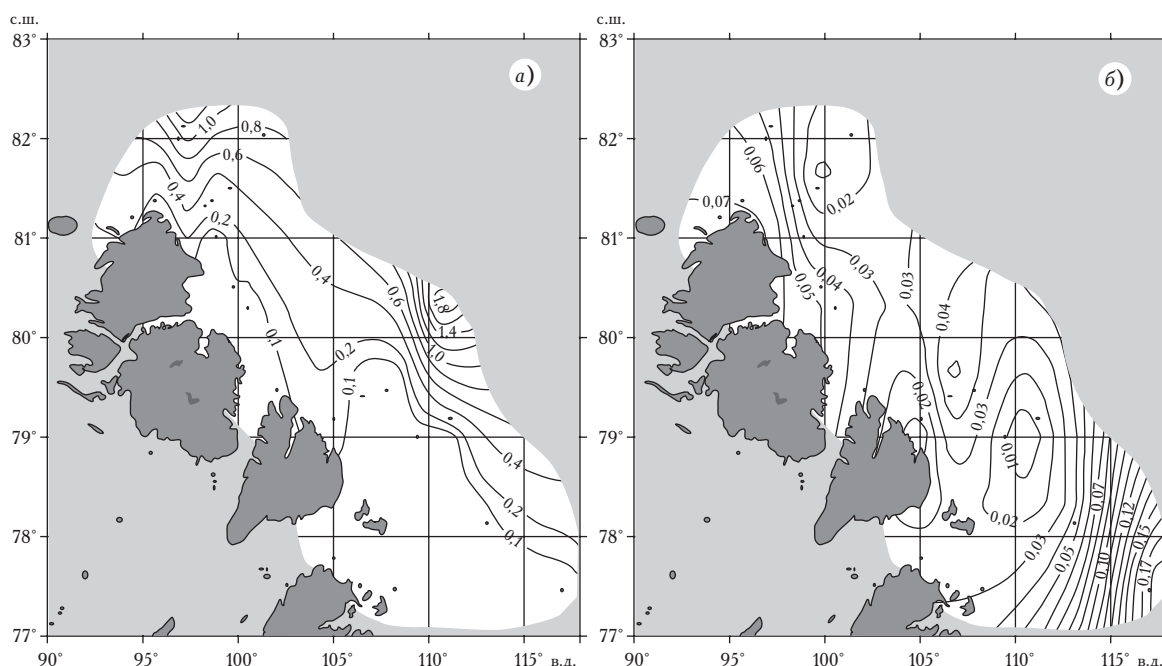
Как показали наши исследования в сентябре 2008 г., в северной части моря Лаптевых

(около арх. Северная Земля) довольно активные продукционные процессы в слое  $0\text{--}50 \text{ м}$  привели к практически полному исчерпанию запасов минерального азота (концентрации нитратов были меньше  $0,1 \mu\text{M}$ ) и увеличению общей активности протеазы до  $0,05\text{--}0,18 \text{ мг азоказ./л}\cdot\text{ч}$ , т.е. первичное продуцирование шло за счёт рециклинга нитратов. По мере увеличения мористости в сторону Арктического бассейна концентрации нитратов росли, а активности протеазы падали (рис. 3).

Существует ещё один важный аспект, который нельзя не учитывать при оценке скорости трансформации ОВ в морской экосистеме, — роль температуры, и особенно при оценке влияния температуры на скорость метаболизма в экосистемах арктических морей. Арктический бактериопланктон проявляет значительную метаболическую активность, сопоставимую с активностью обитателей умеренных широт, даже при низких температурах воды. Это является характерной особенностью обитателей холодных вод, которые поддерживают интенсивный обмен при низких температурах с помощью ферментов, способных резко снижать энергию активации катализируемых ими реакций. Например, энергия активации целого ряда гидролитических и окислительно-восстановительных реакций микро- и зоопланктона в водах Арктики находится в пределах  $3\text{--}6 \text{ ккал/М}$ , тогда как в умеренных широтах величина этих значений составляет не менее  $14\text{--}15 \text{ ккал/М}$  [Агатова и др., 2011; Dittrich, 1992]. Гетеротрофный планктон и микробентос арктических морей гидролизует и окисляет ОВ со скоростью, сопоставимой со скоростью этих процессов в морях умеренных и тропических широт, а превышение температуры в  $2\text{--}3$  раза относительно температуры *in situ* либо не изменяет этих скоростей, либо даже ингибирует скорости исследуемых процессов [Pomeroy, Wiebe, 2001].

В длительный период полярной ночи бактериопланктон восполняет дефицит пищи у фильтрующего зоопланктона, являясь для него полноценной пищей. Микробиологические исследования вод Баренцева моря в различные сезоны показали высокую биохимическую активность сапрофитных бактерий в условиях низких температур [Мишустина, Батури-





**Рис. 3.** Распределение нитратов,  $\mu\text{M}$ , (а) и общих активностей протеазы,  $\text{мг азоказ./л}\cdot\text{ч}$ , (б) в море Лаптевых около архипелага Северная Земля в сентябре 2008 г.

на, 1984] и возрастание роли психрофильных форм в трансформации ОВ в зимний период [Теплинская, 1985]. Температуры ниже  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  (до  $-1,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) активируют бактериальный рост и снижают время их генерации до 1 суток [Thingstad, Martinussen, 1991].

Таким образом, в экосистемах арктических морей несмотря на низкие температуры происходит интенсивное преобразование как автохтонного, так и аллохтонного ОВ, что связано с низкой энергией активации процессов окисления и гидролитического расщепления ОВ у психрофильных гидробионтов этих вод.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённый биохимический мониторинг позволил выявить сходства и различия в экосистемах морей российской Арктики, оценить запасы растворённого и взвешенного ОВ в них, биохимический и элементный состав ОВ, скорость трансформации ОВ в продукционно-деструкционных цикле, а также вклад ледовых и речных экосистем в общий пул ОВ этих морей.

Для всех исследованных морей наибольшая временная изменчивость концентраций ОВ характерна для фотического слоя и зависит от

интенсивности первичного продуцирования, тогда как пространственная изменчивость концентраций ОВ ярко выражена в прибрежной зоне и в основном определяется влиянием стока сибирских рек. Основным биохимическим компонентом растворённого ОВ в арктических морях являются углеводы и липиды, а взвешенного ОВ — белок и углеводы.

Вертикальное распределение взвешенных и растворённых биохимических компонентов ОВ в исследованных арктических морях очень разнообразно и, помимо интенсивности биологических процессов, определяется гидрологическими особенностями каждого моря, в частности проникновением и смешением вод разного генезиса.

Максимальное содержание ОВ и высокая скорость его трансформации характерны для различных фронтальных зон: в зоне смешения речных и морских вод, в зоне смешения арктических и атлантических вод, в зоне смешения арктических и тихоокеанских вод, у кромки таяния сезонных льдов, на поверхности раздела «вода — дно» и «вода — лед».

Особенностью обитателей холодных вод является способность поддерживать интенсивный обмен при низких температурах с помо-

щью ферментов, которые резко снижают энергию активации катализируемых ими реакций. Поэтому в экосистемах арктических морей, несмотря на низкие температуры, происходит интенсивное преобразование как автохтонного, так и аллохтонного ОВ.

Активная трансформация ОВ через микробиологическую петлю позволяет с большей полнотой использовать его в синтрофии арктических биоценозов, обеспечивая полноценной пищей высшие трофические уровни.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. 2011. Скорости процессов деструкции органического вещества в центральной части Арктического бассейна // *Океанология*. Т. 51. № 5. С. 827–836.
- Агатова А. И., Лапина Н. М. 2001. Органическое вещество во льдах высоких широт Баренцева моря // В кн. «Опыт системных океанологических исследований в Арктике» / Под ред. А. П. Лисицына, М. Е. Виноградова, Е. А. Романкевича. М.: Наука. С. 205–220.
- Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. 2007. Органическое вещество Баренцева моря // *Арктика и Антарктика*. Вып. 5. С. 156–174.
- Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. 2012. Органическое вещество Белого моря // В кн. «Система Белого моря». Т. II / Под ред. А. П. Лисицына. М.: Научный мир. С. 492–548.
- Бергер В. Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря. СПб.: ЗИН. 250 с.
- Дружков Н. В., Макаревич П. Р. 1996. Пространственно-временная организация пелагического фитоценоза в открытых шельфовых водах Западной Арктики (Карское море) // *Экосистемы пелагиали морей Западной Арктики*. Апатиты. С. 37–72.
- Залозин Б. С., Косарев А. Н. 1999. Моря. М.: Мысль. 400 с.
- Лапина Н. М., Агатова А. И., Торгунова Н. И. 2011. Органическое вещество во льдах Северного Ледовитого океана // *Вопросы промысловой океанологии*. Вып. 8. № 2. С. 156–172.
- Лисицын А. П. 1994. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. Т. 34. № 5. С. 735–747.
- Лисицын А. П. 2009. Биофильтры СЛО и осадочный процесс // В кн. «Система моря Лаптевых и прилегающих морей Арктики: современное состояние и история развития». М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 71–121.
- Мицкевич И. Н., Намсараев Б. Б. 1994. Численность и распределение бактериопланктона в Карском море в сентябре 1993 г. // *Океанология*. Т. 34. № 5. С. 704–708.
- Мишустина И. Е., Батурина М. В. 1984. Ультрамикрорганйзмы и органическое вещество океана. Москва: Наука. 94 с.
- Перцова Н. М., Кособокова К. Н. 2010. Межгодовые и сезонные изменения структуры популяции, численности и биомассы арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море // *Океанология*. Т. 50. № 4. С. 566–575.
- Романкевич Е. А., Ветров А. А. 2001. Цикл углерода в арктических морях России. М.: Наука. 301 с.
- Руководство по современным биохимическим методам исследования водных экосистем, перспективных для промысла и марикультуры. 2004 / Под ред. А. И. Агазовой. М.: Изд-во ВНИРО. 123 с.
- Теплинская Н. Г. 1985. Бактериопланктон и бактерии — деструкторы ОВ // В кн. «Жизнь и условия её существования в пелагиали Баренцева моря» / Под ред. Г. Г. Матишова. Апатиты. С. 74–99.
- Amon R. M. W. 2004. The Role of Dissolved Organic Matter for the Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean // In: *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean* / Eds. R. Stein, R. W. Macdonald. Berlin: Springer-Verlag. P. 83–99.
- Anderson L. G. 2002. DOC in the Arctic Ocean // *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter* / Eds. D. A. Hansell, C. A. Carlson. London — N.Y.: Academic Press. P. 665–684.
- Arrigo K. R., van Dijken G., Pabi S. 2008. Impact of a Shrinking Arctic Ice Cover on Marine Primary Production // *Geophys. Res. Lett.* V. 35. L19603, doi:10.1029/2008GL035028.
- Azam F. 1998. Microbial Control of Oceanic Carbon Flux: the Plot Thickens // *Science*. V. 280. P. 694–695.
- Benner R., Pakulski J. D., McCarthy M. et al. 1992. Bulk Chemical Characteristics of Dissolved Organic Matter in the Ocean // *Science*. V. 255. P. 1561–1564.
- Berger W. H., Wefer G. 1990. Export Production: Seasonality and Intermittency, and Paleocenographic Implication // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol.* Vol. 89. P. 245–254.
- Cho B. C., Azam F. 1990. Biogeochemical Significance of Bacterial Biomass in the Ocean's Euphotic Zone // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 63. P. 253–259.
- Codispoti L. A., Flagg C., Kelly V., Swift J. H. 2005. Hydrographic Conditions during the 2002 SBI Process Experiments // *Deep-Sea Res. II*. V. 52. P. 3199–3226.
- Dittrich B. 1992. Comparative Studies on the Temperature Dependence and Kinetics of Digestive Enzymes in Crustaceans // *Berichte zur Polarforschung*. B. 100. S. 82–8424

- Drinkwater R., Loeng H., Titov O.V., Boitsov V.* 2011. Global Warming and Climate Change // In: The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management / Eds. T. Jakobsen, V.K. Ozhigin. Trondheim, Norway: Tapir Acad. Press. P. 777–807.
- Hansen A.S., Nielsen T.G., Levinsen H., Madsen S.D., Thingstad T.F., Hansen B.W.* 2003. Impact of Changing Ice Cover on Pelagic Productivity and Food Web Structure in Disko Bay, West Greenland: A Dynamic Model Approach // *Deep-Sea Res. I.* V. 50. P. 171–187.
- Kaiser K., Benner R.* 2008. Major Bacterial Contribution to the Ocean Reservoir of Detrital Organic Carbon and Nitrogen // *Limnol. Oceanogr.* V. 53. P. 99–112.
- Koike J., Hara S., Terauchi T., Kogure K.* 1990. Role of Submicrometre Particles in the Ocean // *Nature.* V. 345. P. 242–249.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C.* 2009. Smallest Algae Thrives the Arctic Ocean Freshens // *Science.* V. 326. P. 539–550.
- Lobbis J.M., Fitznar H.P., Kattner G.* 2000. Biogeochemical Characteristics of Dissolved and Particulate Organic Matter in Russian Rivers Entering the Arctic Ocean // *Geochim. Cosmochim. Acta.* V. 64. P. 2973–2983.
- Mathis J.T., Hansell D.A., Kadko D., Bates N.R., Lee W.C.* 2007. Determining Net Dissolved Organic Carbon Production in the Hydrographically Complex Western Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* V. 52 (5). P. 1789–1799.
- Obayashi Y., Suzuki S.* 2005. Proteolytic Enzymes in Coastal Surface Seawater: Significant Activity of Endopeptidases and Exopeptidases // *Limnol. Oceanogr.* V. 50. P. 722–726.
- Packard T.T., Codispoti L.A.* 2007. Respiration, Mineralization, and Biochemical Properties of the Particulate Matter in the Southern Nansen Basin Water Column in April 1981 // *Deep-Sea Res. I.* V. 54. P. 403–414.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J.* 2001. Temperature and Substrates as Interactive Limiting Factors for Marine Heterotrophic Bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* V. 23. P. 187–204.
- Redfield A., Ketchum B.H., Richards F.A.* 1963. The Influence of Organisms on the Composition of Seawater // In: *The Sea* / Ed. M.N. Hill. New York: Academic Press. P. 26–77.
- Reigstad M., Carroll J., Slagstad D., Ellingsen I., Wassmann P.* 2011. Intra-Regional Comparison of Productivity Carbon Flux and Ecosystem Composition within the Northern Barents Sea // *Progress in Oceanography.* V. 90. P. 33–46.
- Rysgaard S., Nielsen T.G., Hansen B.* 1999. Seasonal Variation in Nutrients, Pelagic Primary Production and Grazing in a High-Arctic Coastal Marine Ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 179. P. 13–25.
- Sakshaug E.* 2004. Primary and Secondary Production in the Arctic Seas // In: *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean* / Eds. R. Stein, R.W. Macdonald. N.Y.: Springer. P. 57–81.
- Smedsrud L.H., Sorteberg A., Kloster K.* 2008. Recent and Future Changes of the Arctic Sea-Ice Cover // *Geophys. Res. Lett.* V. 35. L20503.
- Smith W.O.* 1987. Phytoplankton Dynamics in Marginal Ice Zones // *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review.* V. 25. P. 11–38.
- Stein R.* 2008. *Arctic Ocean Sediments.* N.Y.: Elsevier. 592 p.
- Thingstad T.F., Martinussen I.* 1991. Are Bacteria Active in the Cold Pelagic Ecosystem of the Barents Sea? // *Polar Res.* V. 10 (1). P. 255–266.
- Thomas D.N., Dieckmann G.S.* 2010. *Sea Ice.* N.Y.: Elsevier. 621 p.
- Walsh J.J.* 1995. DOC Storage in Arctic Seas // In: *Arctic Oceanography: Marginal Ice Zones and Continental Shelves Coastal and Estuarine Studies* / Eds. W.O. Smith, Jr. Grebmeier. Washington: American Geophysical Union. P. 203–230.
- Wassmann P., Reigstad M.* 2011. Future Arctic Ocean Seasonal Ice Zones and Implications for Pelagic-Benthic Coupling // *Oceanography.* V. 24. P. 220–231.
- Wassmann P., Carroll J., Bellerby R.G.J.* 2008. Carbon Flux and Ecosystem Feedback in the Northern Barents Sea in an Era of Climate Change: An Introduction // *Deep-Sea Res. II.* V. 55. P. 2143–2153.
- Wassmann P., Slagstad D., Ellingsen I.* 2010. Primary Production and Climatic Variability in the European Sector of the Arctic Ocean Prior to 2007: Preliminary Results // *Polar Biology.* V. 33. P. 1641–1650.
- Zsolnay A.* 1977. Inventory of Nonvolatile Fatty Acids and Hydrocarbons in the Ocean // *Mar. Chem.* V. 5. P. 465–475.

## Biochemical Monitoring of the Russian Arctic Seas under the Climate Change

*N. M. Lapina, N. I. Torgunova, A. I. Agatova*

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSUE VNIRO, Moscow)

Quantities and biochemical composition of dissolved and particulate organic matter (OM) as well as rates of the OM transformation in the Russian Arctic seas are analyzed. There is a significant variability in the OM concentrations with the maximum concentrations of dissolved and particulate OM in the White and Kara seas, while the minimum ones were observed in the East-Siberian Sea. Rates of the OM oxidation were maximum in various frontal zones formed with water masses of different origin as well as the seasonal ice melting. It is shown that despite low temperatures in the Arctic marine ecosystems, there is an intensive transformation of both autochthonous, and allochthonous OM, because local psychrophils expend low activation energies on oxidation and hydrolytic splitting of OM. In the Arctic seas, the main biochemical components of the dissolved OM are carbohydrates and lipids, while proteins and carbohydrates dominate in the particulate OM.

**Key words:** sea ice ecosystem, particulate and dissolved organic matter, biochemical composition, organic carbon, enzymatic activity, production-decomposition processes.